Beiträge zur Wasserausscheidung und Intumeszenzbildung bei Urticaceen

von

Simon Taub.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien. Nr. 5 der 2. Folge.

(Mit 1 Doppeltafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 7. Juli 1910.)

Zwischen der hohen Vollendung in der Guttation, wie wir sie bei der Aroidee *Caladium nymphaefolium* beobachten können (Molisch, 13), der Wasserausscheidung an den Blattspitzen und -zähnen bei einer Unmasse von Pflanzen und der Guttation auf der ganzen Spreite des Blattes, wie es zum Beispiel bei den meisten Urticales[1] zu sehen ist, gibt es alle Übergänge.

Diese Ausscheidung bei den *Urticales* kann — und das ist verständlich bei dem sehr starken Wurzeldruck, der diese Pflanzen charakterisiert — so stark sein, daß bei andauernd günstigen Verhältnissen (Transpirationshemmung in einem dunstgesättigten Raume etc.) die Tröpfchen fortwährend zusammenfließen und an der Spitze des Blattes schließlich zu Boden träufeln.

Dabei ist die Ausscheidung zurückzuführen auf eigentümliche Hydathoden, die bei fast allen untersuchten Pflanzen der Artocarpeen, Conocephaleen und Urticaceen einen sehr ähnlichen Bau besitzen, wie wir aus den Untersuchungen von

[1] Gewöhnlich findet hier die Wasserausscheidung auf der Blattoberseite statt, in seltenen Fällen auf der Unterseite.

de Bary (1), Volkens (21), Haberlandt (5), Möbius (10), Nestler (15) und Renner (16) ersehen können.[1]

Es muß aber betont werden, daß einige der genannten Forscher sich lediglich auf die anatomische Beschreibung der Hydathoden beschränkt haben, ohne daß von ihnen physiologische Untersuchungen über die Wasserausscheidung gemacht worden sind. Auf der anderen Seite hat Molisch (11, 12) die Guttation bei *Laportea crenulata*, *Boehmeria utilis, argentea* und *biloba* und *Urtica calophylla* untersucht, ist aber auf den anatomischen Bau nicht näher eingegangen.

Herr Prof. Molisch regte mich an, hauptsächlich jene Urticaceen, welche auf der ganzen Oberseite der Blätter Wassertropfen ausscheiden, zu untersuchen, insbesondere: *Myriocarpa* sp., *Splitgerbera biloba, Parietaria officinalis, Urtica cannabina, U. urens* und *dioica, Laportea gigas, Pilea Spruceana, Cecropia peltata* und *Cannabis sativa*. Es sollte nicht bloß der Bau, sondern auch die Physiologie dieser Hydathoden geprüft werden. Demnach gliedert sich die Arbeit naturgemäß in zwei Abschnitte, einen anatomischen und einen physiologischen Teil. Dabei wurde als Musterbeispiel die *Myriocarpa* untersucht, deren Beschreibung infolgedessen auch den größten Raum der Arbeit einnehmen wird, so daß die Resultate bei den anderen nur anhangsweise kurz registriert werden.

I. Anatomischer Teil.

1. **Myriocarpa** sp. Benth.

Die von mir untersuchte, aus Mexiko stammende Pflanze wurde im pflanzenphysiologischen Institute der Wiener Universität unter dem Namen *Boehmeria polystachya* Lindl.

---

[1] De Bary untersuchte: *Ficus neriifolia, diversifolia* u. a., Volkens: *Urtica urens dioica*, Gravis (3): *Urtica dioica*, Haberlandt: *Conocephalus ovalus, suaveolens, azureus* und *ellipticus*, weiters *Cecropia Schiedeana, Ficus*-Arten, *Pilea elegans, P. trianthemoides, Urtica macrophylla*, Möbius: mehrere *Ficus*-Arten, Nestler: *Boehmeria utilis, argentea, cylindrica*, Renner: *Ficus-, Conocephalus-, Dammaropsis*-Arten, *Cecropia concolor, adenopus, scabra.*

kultiviert. Da jedoch alle *Boehmeria*-Arten punktförmige Cystolithen besitzen, die obige dagegen strichförmige hat, welche um die Basis der Haare radienförmig angeordnet sind, halte ich sie mit Rücksicht auf die Diagnose von Weddell (22)[1] für eine zu den *Boehmeriae* gehörige *Myriocarpa*-Art. Ich will sie deshalb wie oben als *Myriocarpa* sp. bezeichnen.

Diese Untersuchung schien mir um so verlockender, als mir nicht bekannt war, daß außer *Pilea* eine Urticacee mit strichförmigen Cystolithen in bezug auf Hydathoden und Wasserausscheidung untersucht worden wäre.

In meiner oben angeführten Meinung, daß wir es mit einer *Myriocarpa* zu tun haben, wurde ich auch dadurch noch bestärkt, daß auch der Blattbau bei zum Vergleich herangezogenen Herbarexemplaren und der für *Myriocarpa* gehaltenen Pflanze ein ganz analoger war. Das Blatt einer *Myriocarpa* nämlich zeichnet sich auf seiner Oberseite durch einen ziemlich geometrisch regelmäßigen Bau aus (Fig. 1). Die Rinnen über den Gefäßbündelbahnen umgrenzen auf der Oberseite der Blätter kleine Flächen der Spreite, die im binokularen Mikroskop als kleine Hügelchen über den Rinnen erscheinen. Am Gipfel eines jeden solchen Hügelchens befindet sich ein stärkeres Trichom *(tr)*, an dessen Basis, seltener etwas weiter entfernt, ein heller, ziemlich großer Fleck, die Hydathode *(h)*, liegt. Betrachtet man das Blatt im durchfallenden Lichte, so erscheint es sehr deutlich von hellen Punkten gleich Löchern durchsetzt; solche befinden sich etwa 40 auf einem Quadratzentimeter und über 1000 auf der ganzen Spreite.

Von den Rinnen aus steigen zu den Trichomen am Gipfel der Hügel in Radien Cystolithen *(z)* empor, andrerseits treten diese über den Rinnen von einem Feldchen ins andere über.

Von den Rinnen laufen die zartesten Nervenbahnen auf das Feld hinaus, bilden hier ein feines Netz und man sieht auch einige Ästchen unter die Hydathode ziehen.

---

[1] Weddell schreibt in seiner Monographie zur Charakteristik von *Myriocarpa*: »Enfin les cystolithes offrent, dans leur disposition rayonnante autour de la base des poils de la face supérieure des feuilles un caractère, qui permet de distinguer à première vue un de ces organes de ceux de toutes les autres plantes connues«.

Kleine kurzstielige Haare *(dr)* finden sich über den stärkeren und schwächeren Gefäßbündeln, auch über oder neben den zartesten Nervenbahnen und sind in einer ziemlich großen Anzahl vorhanden. Sie machen den Eindruck von Drüsenhaaren und werden in der Folge auch als »Drüsenhaare« bezeichnet werden, im Gegensatz zu den starken, großen Trichomen am Gipfel der Hügel, die wir kurzweg Borstenhaare nennen werden.

Die Drüsentrichome begleiten ebenfalls die meisten hellen Flecke, neben welchen wir sie einzeln oder zu zweien antreffen können; seltener stehen sie bei der *Myriocarpa* oben auf dem Felde der Hydathode selbst. Diese Haare erscheinen uns an jungen Blättern farblos, klar und durchsichtig, an älteren sieht man sie in braune Punkte verwandelt, wie sie überhaupt bei den *Urticales (Artocarpus* und *Conocephalus* ausgenommen) hinfällige Gebilde darstellen.[1]

Sie befinden sich bei *Myriocarpa* auch auf der Unterseite der Blätter, wo außer ihnen noch Borstenhaare und Luftspalten die ganze Fläche bedecken.

Untersuchen wir die früher erwähnten, auffallend hervortretenden hellen Flecke, die gewöhnlich von etwa kreisrunder oder ovaler Form sind, aber auch in die Länge gezogen und anders gestaltet sein können und einen Durchmesser von etwa 110 bis 180 μ haben, so sehen wir bei einer etwa 100fachen Vergrößerung, daß ihnen zirka 20 Spaltöffnungen aufsitzen (Fig. 2). Diese Spaltöffnungen sind Wasserspalten, welche meistenteils kreisrund, aber auch oval sein können. Sie sind etwas eingesenkt und von den sie umgebenden Zellen mehr oder minder überwölbt, so daß die oberen Konturen dieser die wirklichen Umgrenzungslinien der Wasserspalten verdecken, wodurch mitunter ein scheinbar polygonaler Umriß entsteht. Betrachtet man aber die von der Hydathode

[1] Echte Drüsenhaare scheinen diese Bildungen nicht zu sein. Vielleicht sind es rudimentäre Organe, die seinerzeit mit der Wasserausscheidung etwas zu tun hatten; wenigstens deutet ihr lokalisiertes Vorkommen auf Hydathoden und Gefäßbündelbahnen darauf, sowie die Beobachtung, daß sie bei *Artocarpus* Wasser ausscheiden (3).

abgezogene Epidermis von deren Unterseite aus, dann kann man die wirkliche Gestalt viel besser erkennen.

Die die Wasserspalten bildenden Schließzellen enthalten Chlorophyllkörner, welche am Tage reichlich Stärke ausbilden.

Die Wasserspalten heben sich dadurch noch viel stärker ab, da sämtliche sie umgebenden, auf dem hellen Fleck gelegenen Epidermiszellen von oben gesehen viel kleiner sind als jene, die die sonstige Spreite des Blattes bedecken.

Im Querschnitt erscheinen die eben besprochenen Epidermiszellen niedriger als die anschließenden (Fig. 3). Die Schließzellen der Wasserspalten sind mit kutikularen Zähnen versehen, sind den Luftspalten der Unterseite ähnlich, mit den letzteren von gleicher Größe oder um ein Geringes größer.

Unter der mit Wasserspalten besetzten Epidermis liegt das Epithemgewebe aus meist rundlichen, nur am Rande, wo es an das Mesophyll grenzt, mehr polygonalen Zellen. Winzige Interzellularen durchziehen das Epithem. Die Epithemzellen sind viel kleiner als die anderen Zellen des Blattes, jedoch verhältnismäßig größer als bei den später zu beschreibenden Pflanzen.

Die Tracheiden ragen nicht besonders tief in den Epithemkörper hinein, wie es gewöhnlich bei anderen Urticaceen der Fall ist. Die Anzahl der Zweige, die in eine Hydathode eintreten, beträgt etwa vier bis sechs. Die zarten Nerven verbinden sich bald unter der Hydathode und von der Verbindungsstelle tritt ein Endzweig in die Hydathode ein oder es läuft direkt ein zarter Nerv in die Hydathode aus.

Der ganze Epithemkörper ist von einer Parenchymscheide umgeben; es schließen da Palisaden- und Schwammparenchymzellen dicht aneinander an; auch die übrigen zwischen dem Epithem und der unteren Epidermis auftretenden Parenchymzellen stehen dicht beisammen. Die Wände der Parenchymscheide gegen den Epithemkörper zu sind weder verkorkt noch verdickt wie bei manchen anderen Urticaceen.

Durch die Parenchymscheide ist das Lückensystem der Hydathode von den Durchlüftungsinterzellularen in auffallender Weise vollkommen getrennt.

2. Die übrigen Pflanzen.

Um mich kürzer zu fassen, will ich die Ergebnisse meiner anatomischen Untersuchungen an den anderen Urticaceen in einer Tabelle wiedergeben. Es sind in dieser nur kleine Unterschiede gegen *Myriocarpa* hervorgehoben, sonst herrschen sowohl im großen und ganzen, als auch in vielen Einzelheiten dieselben Verhältnisse (siehe Tabelle auf p. 690 und 691).

Überblicken wir zum Schluß ganz allgemein den Bau der uns hier interessierenden Hydathoden bei Urticaceen, Conocephaleen und Artocarpeen, so finden wir überall eine überraschende Ähnlichkeit der oben beschriebenen Wasserausscheidungsorgane. Es wird in uns der Gedanke über die verwandtschaftliche Beziehung dieser Familien, wie sie schon aus dem Besitze von Cystolithen und anderen Eigentümlichkeiten deutlich hervorgeht, dadurch noch bestärkt.

Diese Hydathoden bestehen immer aus sehr kleinen Wasserspalten über einem scharf differenzierten, durch eine Parenchymscheide deutlich abgegrenzten, meist scheibenförmigen, plankonvex, konkavkonvex oder bikonvex ausgebildeten Epithemkörper. Die Hydathoden heben sich, wie man ganz allgemein feststellen kann, inselartig als mehr oder minder helle Punkte und Flecke (siehe auch Solereder [19]) vom chlorophyllhaltigen Blattgewebe ab. Dabei können sie sich über die Blattoberfläche hinauf erheben als Wärzchen oder Hügel (*Cecropia*, *Boehmeria*, *Myriocarpa* u. a.) oder in sie einsenken als Grübchen (z. B. mehrere *Ficus*-Arten) oder endlich in gleichem Niveau mit der übrigen Epidermis sein (*Urtica*-Arten). Weiters schließt das Vorkommen der Hydathoden auf der Oberseite des Blattes das Vorkommen von Luftspalten auf derselben Seite aus; diese sind auf die Unterseite allein beschränkt; das Umgekehrte ist der Fall, wenn die Hydathoden auf der Unterseite des Blattes vorkommen (z. B. *Pilea*).

3. Intumeszenzen.

Eine besondere Besprechung verdienen noch die nach der Bepinselung des Blattes mit 0·1prozentigem Sublimat-Alkohol

auftretenden Intumeszenzen. Ich werde später darauf zurückkommen.

In einem Falle erschienen dieselben zirka vier Wochen nach der Bepinselung auf der Oberseite der Blätter um die »Drüsenhaare« und Hydathoden herum. Auf Schnitten, die man vier Wochen nach der Bepinselung durch das Blatt machte, konnte man noch Anfangsstadien der Intumeszenzbildung erblicken. Diese Intumeszenzen waren klein und sahen wie auf die Spreite gestreute Sandkörnchen aus; unter dem Mikroskop sah man auf der Oberseite der Blätter haarartige Gebilde, die einzeln oder in kleinen Gruppen die Spreite bedeckten.

In einem anderen Falle waren die Wucherungen schon am fünften Tage nach der Bepinselung zu sehen, und zwar nur über den Hydathoden speziell in der Nähe von stärkeren Nerven; in einer geringen Anzahl kamen sie auch auf der Unterseite der Blätter unterhalb der vergifteten Hydathoden zum Vorschein.

Ihr Auftreten war viel mächtiger, als dies bei den oben erwähnten, spät auftretenden Wucherungen der Fall war. Es waren nun einige Millimeter lange, schlauchartige Zellen zu sehen, die in dichten Häufchen beisammen standen.

Was den anatomischen Bau der Intumeszenzen und ihre Entwicklung anbelangt, so schließen sie sich den Vorgängen an, wie sie sonst an Intumeszenzen beobachtet wurden.

Man kann der Entwicklungsgeschichte nach zwei Arten unterscheiden, solche, die aus Epidermis und Mesophyll hervorgehen, und solche, die nur vom Mesophyll gebildet werden, etwa analog wie Steiner (20) die beiden Bildungsarten für Intumeszenzen bei *Ruellia formosa* beschrieben hat.

Die ersteren haben ihren Ursprung in der Epidermis der Oberseite, indem dieselbe sich im Bereiche von zwei bis vier Zellen durch der Oberfläche parallele Wände teilt, in die Höhe wächst und es erscheinen haarartige Gebilde auf der Oberseite der Blätter, an die sich nach unten das Mesophyll anschließt, an Größe zunehmend.

Bei der zweiten Art der Bildung geht die Vergrößerung und Hypertrophie von den an die Gefäße anschließenden

Name der Pflanze	Hydathoden				
	Vorkommen	Anordnung	Größe	Zahl	Lage in bezug auf die Epidermis
Boehmeria (Splitgerbera) biloba Miq. Fig. 4 und 5	Auf der ganzen Oberseite der Blätter	Unregelmäßig an Kreuzwegen von Nerven	Kleine helle Punkte 90 bis 100 μ groß	Massenhaft wie bei *Myriocarpa*	Hohe Hügel über der Epidermis, manchmal in Nervenrinnen eingesenkt. Fig. 4 und 5
Cecropia peltata L.		Unregelmäßig	Sehr kleine helle Punkte	Zahlreich	Hohe Hügel
Laportea gigas Wedd.		Ähnlich wie bei *Myriocarpa*	Groß, mit einem Durchmesser von etwa 180 μ	Sehr zahlreich	Sehr hohe Hügel, oft über 100 μ
Parietaria officinalis L.		Unregelmäßig	Sehr klein	Zahlreich	Hügel
Pilea Spruceana Wedd.	Auf der ganzen Unterseite der Blätter	In Reihen parallel den Hauptnerven	Groß, wie bei *Myriocarpa*	Relativ wenig	Breite Hügel
Urtica cannabina L.	Auf der ganzen Oberseite der Blätter	In Reihen; siehe Fig. 6 und Erklärung derselben	Klein	Siehe Fig. 6	In derselben Ebene mit der übrigen Epidermis

<table>
<tr><th rowspan="2">Wasser-spalten</th><th rowspan="2">Epithem</th><th rowspan="2"></th><th rowspan="2"></th><th>Drüsen-</th><th>Sonstige</th></tr>
<tr><th colspan="2">Haare</th></tr>
<tr><td>Kreisrund, zirka 20, Fig. 4</td><td rowspan="2">Kleinzellig</td><td rowspan="5">Gefäßbündel reichen tief in das Epithemgewebe.</td><td rowspan="5">Eine Parenchymscheide ist bei allen vorhanden vom selben Charakter wie bei Myriocarpa.</td><td>Köpfchen nur über den Hydathoden</td><td rowspan="2">Verschiedene stärkere Trichome</td></tr>
<tr><td>8 bis 14; kleiner als Luftspalten</td><td>Einreihig, mit einem vierzelligen Stiel und rundlichen Kopf; auf Nerven und Gipfeln von Hydathoden</td></tr>
<tr><td>Wie Myriocarpa</td><td>Relativ großzellig</td><td rowspan="3">Köpfchen über den Nerven und Hydathoden; zahlreich</td><td rowspan="2">Stattliche Brennhare und andere</td></tr>
<tr><td>Kleiner als Luftspalten; 6 bis 10</td><td>Kleinzellig</td></tr>
<tr><td>Klein; 7 bis 12</td><td>Wie bei Myriocarpa</td><td rowspan="3">Vorhanden</td></tr>
<tr><td>Kleiner als Luftspalten</td><td>Kleinzellig</td><td>Köpfchenhaare auf den Nerven und den Hydathoden</td></tr>
</table>

Zellen aus, weiters aber hypertrophiert auch das darüber liegende Schwammparenchym- und Palisadengewebe (Fig. 7, 8), so daß also das gesamte Mesophyll an der Wucherung Anteil nimmt. Die Zellen werden immer größer, durchbrechen die Epidermis und bilden sich weiter zu schlauchähnlichen, chlorophyllfreien Zellen um (Fig. 9). Auf der Oberfläche der Blätter erscheinen sie, wie erwähnt, als Sandkörnchen oder Häufchen von Haaren.

Bei den am fünften Tage nach der Bepinselung auftretenden Bildungen war nur der zweite Bildungsmodus zu sehen.

In späteren Stadien bräunen sich diese Wucherungen, man sieht hie und da an Stelle von Häufchen Löcher mit braunen Rändern, analog wie dasselbe Steiner (20) bei *Ruellia* beobachtet hat.

II. Physiologischer Teil.

Physiologie der Wasserausscheidung.

1. **Myriocarpa** sp.

A. Die Wasserausscheidung unter normalen Verhältnissen.

Es ist bereits in der Einleitung geschildert worden, daß auf der Oberseite der Urticaceen-Blätter, und dasselbe ist bei *Myriocarpa* der Fall, kleine Tröpfchen auftreten, die wiederholt so zahlreich werden, daß sie bald die ganze Blattfläche benetzen, an der Spitze zusammenfließen und schließlich zu Boden träufeln. Es sind dann die Blätter der Pflanze, ein genügender Feuchtigkeitsgrad vorausgesetzt, ununterbrochen mit Wasser bedeckt und nur, wenn eine erhöhte Temperatur oder das direkte Sonnenlicht mit seiner Temperaturerhöhung die Transpiration steigern, kann die Ausscheidung gering werden oder bleibt ganz aus.

Während bei älteren Blättern das Wasser in Form von Tropfen, die sich nach und nach vergrößern, über den Hydathoden längere Zeit stehen bleibt, so daß erst hochgradige Feuchtigkeit ihr Zusammenfließen hervorruft, bedeckt sich das

junge Blatt gewöhnlich gleichmäßig mit Wasser, indem sich speziell dessen Rinnen rasch füllen. Es kommt daher vor, daß man mitunter an jungen Blättern über den Hydathoden nicht einzeln stehende Tropfen zu sehen bekommt. Es ist nicht fehlgegriffen, wenn wir annehmen, daß das Blatt in der Jugend infolge der dichter angeordneten Haare leichter benetzbar ist, so daß die Tropfen sofort nach ihrem Erscheinen zerfließen, in den Nervenrinnen weiter eilen und sogar in diesen natürlichen Bewegungsbahnen kapillar nach aufwärts gezogen werden können.

War somit bei Betrachtung mit der Lupe, ja sogar mit freiem Auge für die älteren Blätter die Ausscheidung auf den Hydathoden unschwer erweisbar, so mußte für die jungen Blätter erst der Beweis erbracht werden, weil ja der Einwand bestände, daß die Drüsentrichome vielleicht ähnlich wie dies für *Artocarpus* (4) nachgewiesen worden ist, als wasserausscheidende Organe fungieren.

Um diese Frage zu entscheiden, wurde die ganze Pflanze in feuchtes Filtrierpapier eingehüllt, nur das zu untersuchende Blatt in eine Glasschale gelegt, welche am Boden Wasser faßte und oben mit einer angeschliffenen und mit Vaselin am Rande eingefetteten Glasplatte dicht zugedeckt war, wobei der Blattstiel in einem in der Schale gemachten Einschnitt ruhte. So konnte man die Glasdose mit dem Blatte auf den Tisch eines binokularen Mikroskopes legen und bei einer etwa 100fachen Vergrößerung, wo die Hydathoden und Drüsenhaare genau und getrennt gesehen werden können, die Wasserausscheidung studieren.

Zunächst muß ich auf einige Fehlerquellen, welche leicht unterlaufen könnten, aufmerksam machen. Legt man das Blatt nämlich in die Glasdose unvorsichtigerweise gleich auf den Wasserspiegel auf, so daß es mit seinen Rändern oder nur mit seiner Spitze ins Wasser taucht, dann wird in den vorhandenen Rinnen das Wasser kapillar nach aufwärts gesaugt, und da die Drüsenhaare dem aufsteigenden Wasser ein Hindernis bieten, staut es sich an ihnen und es könnte vorkommen, daß man dann vermeint, eine Wasserausscheidung der Drüsenhaare gesehen zu haben. Daher ist es eine notwendige Forderung,

das Blatt stets auf eine Unterlage über den Wasserspiegel zu legen, um zu sicheren Schlüssen zu kommen.

Eine weitere Fehlerquelle, vor der man sich sehr hüten muß, ist das Kondenswasser auf dem Blatte. Da die Haare etwas über die Oberfläche emporragen, sind sie stets kühler als die mit Lampenlicht durchleuchtete Blattfläche, es wird sich daher an ihnen (beim Abdrehen des Lichtes) der durch die Erwärmung erzeugte Wasserdampf kondensieren, wobei sich die Haare trüben und dies kann dann leicht Wasserausscheidung vortäuschen. Der achtsame Experimentator wird aber sofort aus dem zu gleicher Zeit mit Tau bedeckten Dosendeckel den wahren Grund dieser Erscheinung erfassen.

Beachtet man diese beiden Fehlerquellen, so läßt sich unzweifelhaft feststellen, daß die Drüsentrichome nicht ausscheiden, hingegen findet eine Ausscheidung von Wasser tatsächlich statt, und zwar ausschließlich an den Hydathoden über den hellen Epithemflecken des Blattes. Es ließ sich das besonders dadurch erhärten, daß die Wasserausscheidung auch an solchen Hydathoden gesehen wurde, wo nicht ein einziges Drüsenhaar in der Umgebung zu sehen war. Ich möchte übrigens noch erwähnen, daß man bei dieser Form des Experimentes nur eine relativ mäßige Wasserausscheidung beobachten kann, weil offenbar durch die ganze Methodik (Knickungen) kurz Bedingungen geschaffen werden, welche man nicht als optimal für die Wasserausscheidung ansehen kann.

Was die Funktion der Hydathoden anlangt, so läßt sie sich vollkommen mit ihrem anatomischen Bau, der auf p. 686 ff. verglichen werden mag, in harmonischen Einklang bringen.

Durch den Wurzeldruck getrieben, gelangt das Wasser unter günstigen Umständen, also bei gehemmter Transpiration, bis in die Endausbreitungen der Gefäße, die in das Epithemgewebe hineinragen (Fig. 3, 5). Das Wasser tritt hierauf aus den Tracheidenenden aus, gelangt in die Interzellularen der Epithemzellen, breitet sich, durch den Wurzeldruck getrieben, aber auch kapillar in den engen Räumen aus, erfüllt die Interzellularen des ganzen Epithemkörpers und da es nun an

der Parenchymscheide (Fig. 3, 5) einen Filtrationswiderstand hat, folgt es der Richtung des geringsten Widerstandes — gewähren doch die dünnen, zartwandigen Epidermiszellen in der Umgebung der Wasserspalten und die Wasserspalten selbst einen viel geringeren Widerstand im Vergleich zu dem der Parenchymscheide — und findet so die Flüssigkeit leicht den Weg über die Epitheminterzellularen zu den Poren und durch diese den Ausgang.[1]

Ich fasse daher die Wasserausscheidung in diesem Falle als einen einfachen Filtrationsvorgang auf, hervorgerufen durch den Wurzeldruck, und glaube mich zu dieser Ansicht um so mehr berechtigt, weil ich niemals konstatieren konnte, daß abgeschnittene Blätter mit der Schnittfläche ins Wasser getaucht Wassertropfen ausscheiden. Es kommt also auf den Wurzeldruck an.

Eine besondere Betonung verdient vom physiologischen Standpunkt aus die Ausbildung der Parenchymscheide, indem durch sie eine scharfe Trennung des Luftinterzellularsystems im Schwammparenchym und des Wasserinterzellularsystems im Epithem stattfindet (vgl. 5). Die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtung können wir ohne weiteres begreifen, indem offenbar durch die Parenchymscheide die Injektion der Luftinterzellularen mit Wasser möglichst ausgeschlossen wird, und daher besteht die Möglichkeit, daß Transpiration (die auch in einem relativ feuchten Raume fortdauert) und »Wasserstrom«, der von der Wurzel über die Gefäße, das Epithem durch die Wasserspalten nach außen geht, nebeneinander bestehen können.

Bei weniger vollkommenen Einrichtungen dieser Art tritt eine Arbeitsteilung in den gewöhnlichen Luftinterzellularen selbst ein, so daß ein Teil davon (z. B. die Luftinterzellularen des Randes oder der Spitze des Blattes) zur Wasserleitung bestimmt wird, der Rest verrichtet die gewöhnliche Funktion. Ist aber die Verteilung der Gefäße eine solche, daß das Wasser die Neigung hat, innerhalb des ganzen Blattes bei vorhandenem

[1] Auch nach künstlicher Einpressung des Wassers in die Gefäße sieht man es über den Hydathoden nach außen treten.

starken Wurzeldruck auszutreten, wie in unserem Falle, dann trifft die Pflanze kompliziertere Einrichtungen und führt das Wasser auf ganz besonderen, dazu bestimmten Wegen nach außen.

Der oben erwähnte »Wasserstrom« vertritt im feuchten Raume, wie Haberlandt (5) hervorgehoben hat, teilweise die Transpiration, d. h. sorgt für den Transport von mineralischen Stoffen, wofür gewöhnlich die Transpiration verantwortlich gemacht wird. Und nun erscheint auch das Epithemgewebe in einem anderen Lichte. Man könnte sich vielleicht die Interzellularen des Epithemkörpers als ein mechanisches Filter, vergleichbar einem Sandfilter, denken, das manche Stoffe dem durchfließenden Wasser entzieht und zurückhält, dieselben dann zunächst osmotisch den Epithemzellen übergibt und am Wege der Osmose könnten diese Stoffe weiter zum Nutzen des Blattes befördert werden.[1]

Durch diese Funktion der Epithemzellen wäre vielleicht ihr Plasmainhalt und ihre relativ großen Kerne verständlich, wie auch vielleicht diese Zellen bei der Reinigung der Hydathode eine Rolle spielen können, indem sie die Verstopfung der winzigen Interzellularen verhüten.

Wenn wir bedenken, daß die Tropfen, die von den Hydathoden ausgeschieden wurden, mineralische (vielleicht auch organische) Substanzen enthalten, dann wird es uns nicht wundern, daß beim Vorhandensein größerer Mengen von diesen Substanzen und oftmaligem Verdunsten der ausgeschiedenen Wassertropfen ein Absatz dieser Substanzen stattfinden kann. Tatsächlich findet man bei *Myriocarpa* auf der ganzen Oberfläche über und neben den Hydathoden große, deutliche Mineralschuppen als Residua des verdunsteten Wassers. Analoge Schüppchen beobachtete Kohl (6) bei *Pilea muscosa*, Haberlandt (5) bei *Urtica macrophylla*, Renner (16) bei *Ficus*- und *Conocephalus*-Arten. Aus diesen Befunden könnte man vielleicht

[1] Bemerkt muß werden, daß die eng aneinanderschließenden Zellen der Parenchymscheide, welche dem durch die Gefäße in das Epithem geleiteten Wasser bei dem oben geschilderten Wasserausscheidungsprozeß einen Rückhalt bietet, dem osmotischen Austausch der Stoffe sehr gut zugänglich sein können.

auch an eine Exkretionstätigkeit der Hydathoden, Ausscheidung von überschüssigen Stoffen, die die Pflanze nicht verbraucht hat, denken, wie es die ältesten Autoren, die sich mit der Wasserausscheidung befaßt haben, angenommen haben.

B. Wasserausscheidung unter pathologischen Verhältnissen.

Der erste, der Hydathoden durch Bepinselung mit sublimathaltigem Alkohol funktionslos machte und dann abnorme Veränderungen sah, war Haberlandt und die von ihm beobachteten Erscheinungen, auf die später noch zurückgekommen werden muß, waren so auffallend, daß es gewiß von Interesse war, bei anderen Pflanzen analoge Experimente durchzuführen.

Bepinselt man die Oberseite der *Myriocarpa*-Blätter mit 0·1 prozentigem Sublimat-Alkohol (siehe 4), so findet man, daß nach kurzer Zeit (rund einem halben Tag) die Hydathoden ihre Funktion verlieren; es treten aber dafür aus den Luftspalten auf der Unterseite der Blätter reichlich Wassertropfen aus, ein Fall, der zu beweisen scheint, wie unter Umständen ein Funktionswechsel der Luftspalten stattfinden kann. Dabei war eine bestimmte Korrelation zwischen den auf der Oberseite gelegenen Hydathoden und auf der Unterseite befindlichen Luftspalten in dem Sinne zu bemerken, daß nach Bepinselung nur einer Hälfte oder eines Teiles der Oberseite auch unterseits nur die entsprechende Hälfte, respektive der entsprechende Teil des Blattes mit den darauf befindlichen Luftspalten zur Wasserausscheidung gelangt.

Haberlandt's Resultate an *Conocephalus*, der zu den Versuchen benützt wurde, waren insofern verschieden, als dort nach Bepinselung des Blattes und Funktionsverlust der Hydathoden zunächst nur eine Injektion der Interzellularen zu bemerken war, während das Blatt »ober- und unterseits vollkommen trocken« war.

Wie erklärt sich nun der Funktionsverlust der »vergifteten« Hydathoden und die Folgeerscheinungen?

Bei der Kleinheit der Wasserspalten ist es nicht zu verwundern, daß ganz kleine Quantitäten und kleine Veränderungen genügen, um die Spalten dauernd zu schließen und undurchgänglich zu machen. Tatsächlich bemerkt man oft

nach dem Bepinseln die an sich schon kleinen Pori zu einem Strich zusammengezogen und oft sind sie auch mit einer braunen Masse verlegt. Dabei werden auch Schrumpfungen der Parenchymscheide, die für die Funktion der Hydathode so wichtig ist (siehe p. 695), gewiß eine Rolle spielen und mit zum Funktionsverlust der Hydathode beitragen.

Damit tritt meine Interpretation in Gegensatz zu der von Haberlandt bei *Conocephalus* gegebenen. Haberlandt nimmt an, daß die Ausscheidung hier aktiv durch eine Art Drüsentätigkeit zustande kommt, die im Moment der Sublimatbepinselung durch Vergiftung der Drüsenzellen ihr Ende findet. Nach meiner Meinung ist eine solche komplizierte Annahme gar nicht nötig, denn wenn die Hypothese von der Filterwirkung des Epithems zu Recht besteht, dann handelt es sich lediglich um rein mechanische oder physiologische Verstopfungen, die dieses Filter unbrauchbar machen und alle anderen Folgeerscheinungen, wie wir sie noch beschreiben werden, notwendig nach sich ziehen müssen.

Damit stehen auch die Befunde bei *Fuchsia* (5), bei der trotz der Vergiftung Wasserausscheidung stattfindet, in vollem Einklang.

Daß bei *Fuchsia* trotz der »Vergiftung« eine Wasserausscheidung erfolgt, ist eben darauf zurückzuführen, daß dort keine Verstopfung der Poren oder sonstige störende Veränderungen der Hydathode stattfinden. Ich möchte nur auf die Poren hinweisen. Während bei *Fuchsia* die Eisodialöffnung der Wasserspalte 32 : 32 μ beträgt (14), sind die Dimensionen der ganzen Schließzellen bei Urticaceen durchschnittlich 17 : 15 μ und die Poren ganz minimal. Wenn also die Eisodialöffnung bei *Fuchsia* etwa fünfmal größer ist als die ganze Wasserspalte der Urticaceen, so sind die Verhältnisse für den Wasseraustritt viel günstiger und die Gefahr der Verstopfung bedeutend kleiner. Auch die »Wasserhöhle« bei *Fuchsia* ist relativ groß, während sie bei Urticaceen die Größe der Epithem-interzellularen um ein weniges übertrifft.

In unserem Falle stellt also die Hydathode nach der Bepinselung nicht mehr den einfachsten Ausgang für das Wasser dar; dieses tritt daher unter dem Drucke des nachrückenden

Wassers aus den zartesten Nerven heraus, wie es überhaupt überall dort, wo es hinauskommen kann, ausfließt, gelangt so weiter in die Interzellularen des Durchlüftungssystems und von hier in der Richtung des geringsten Filtrationswiderstandes durch die gewöhnlichen Luftspalten nach außen, wovon man sich unter dem Mikroskop überzeugen kann. So sieht man dann die ganze untere Seite des Blattes dicht mit Tropfen besät, indem der Verlauf von stärkeren und schwächeren bis zu den zartesten Nerven von den Tröpfchen begleitet erscheint. Das Blatt behält dabei im allgemeinen ein gesundes Aussehen, fällt nicht ab, nur die Hydathoden sind gebräunt, wohin das Gift am leichtesten gedrungen ist.

Intumeszenzen.

In den nächsten Tagen bemerkt man trotz der Ausscheidung der Unterseite eine Injektion der Stellen, wo die Hydathoden vorkommen, dann auch im großen Maße eine Injektion der Interzellularen, durch welche ja der Weg für das Wasser von den Gefäßen zu den Luftspalten führt.

Das Wasser, welches die Interzellularen füllt, enthält selbstverständlich mineralische und vielleicht auch organische Stoffe.[1] Es ist zwar im Vergleich zum Zellsaft hypotonisch, doch kann seine Anwesenheit in den Durchlüftungsräumen

[1] Interessant ist es, zu bemerken, daß, wenn man die Blätter einige Zeit nach der »Abtötung« der Hydathoden, wo das Wasser durch die unteren Spalten austritt, in Alkohol legt, dann an Schnitten durch dieses eine Menge einer mir unbekannten Substanz ausgefallen sieht. Speziell die Atemhöhlen und Poren wie auch die Schließzellen sind mit dieser voll gefüllt. Diese Substanz ist löslich im Wasser, auch in Säuren. Ich konnte ihre Zusammensetzung nicht eruieren. Später sieht man die nämlichen, oft krystallartig aussehenden, durch Alkohol gefällten Niederschläge reichlich in der oberen Epidermis des Blattes. Man könnte sich vorstellen, daß es eine Substanz sei, welche im Wasser, das die Interzellularen füllt, vorhanden ist und im Alkohol ausfällt; da anfangs nach der Vergiftung das Wasser speziell durch die Atemhöhlen und Luftspalten nach außen tritt, wäre das Vorhandensein der unbekannten Substanz an diesen Stellen verständlich; später, wo das Wasser das ganze Blatt durchtränkt, würde sich vielleicht auch das Vorhandensein in der Epidermis, wo diese Substanz möglicherweise osmotisch wirksam sein könnte und mit zu den pathologischen Wucherungen Anlaß gäbe, erklären.

offenbar der Pflanze nicht gleichgültig sein, wie es das spätere Auftreten von Intumeszenzen beweist.

Auch für die Poren der Luftspalten ist der stetige Durchtritt von Wasser nicht ohne Folgen geblieben; nach einiger Zeit sehen wir sie sehr stark erweitert, sie sind sehr groß und rund, die Luftspalten sehen aus, als ob sie zu Wasserspalten geworden wären (Fig. 9).

Die Wasserausscheidung durch die unteren Spaltöffnungen kann die Absonderung durch die Hydathoden nicht ersetzen; man sieht das ganze Blatt stark mit Wasser injiziert und durchtränkt, da die Tropfen auf der Unterseite nicht so leicht zusammenfließen; es sind nämlich die Ausbreitungsverhältnisse für das Wasser ungünstig, das Abfließen ist erschwert, indem z. B. die Nerven als Rippen über die Spreite hervorspringen, im Gegensatz zur Oberseite, wo über ihnen Rinnen liegen. Die Wirkung der Transpiration ist vollkommen herabgesetzt, weil über den meisten Luftspalten Wassertropfen liegen. Der Wurzeldruck hat nun auch eine größere Wassermasse vor sich zu schieben, das nachrückende Wasser dringt bei vollkommen herabgesetzter Transpiration überall ein; ein Wasserüberschuß ist die Folge.

Der erhöhte Turgordruck und der Wasserreichtum führen zum Wachstum der Zellen, zur Bildung hyperhydrischer Gewebe (Fig. 7, 9).

Es entstanden in einem Falle nach etwa drei bis vier Wochen, in einem anderen schon nach fünf Tagen Wucherungen, die Intumeszenzen vorstellen, wie Sorauer (18) solche Gebilde nannte (vgl. p. 689).

Dieser Zeitunterschied im Auftreten der Wucherungen in beiden Fällen ist, wie ich glaube (näher habe ich es nicht nachgeprüft) auf Witterungsverhältnisse zurückzuführen. In diesem Falle war nämlich die Luft infolge heißer Tage trocken, so auch in meiner Glaskammer, wo ich die Pflanzen beobachtete, weniger dunstgesättigt; in jenem Falle war das Wetter regnerisch und trüb, auch ein größerer Feuchtigkeitsgrad in dem Glashäuschen vorhanden.

Ich glaube, die Entstehung der genannten Wucherungen so auffassen zu sollen, wie ich es oben dargestellt habe, d. h.,

daß sie durch »Wasserüberschuß«, Wasserfülle im Blatt nach Funktionsverlust der Hydathoden entstehen. Ich kann jedoch nicht beurteilen, ob diese Wucherungen vielleicht nicht direkt durch Giftwirkung, die als »chemischer« oder »Wund«-reiz Einfluß hätte, hervorgerufen wurden, da ich keine näheren Untersuchungen darüber anstellte. Ich will daher auch nicht entscheiden, ob diese Wucherungen als Intumeszenzen oder Kallusbildungen aufzufassen sind und ob Schrenk (17) oder Küster (8, 9) im Recht ist; dies müßte Gegenstand einer besonderen Behandlung sein.[1]

Die pathologischen Wucherungen scheiden in meinem Falle ähnlich wie bei *Conocephalus* Wasser aus, wonach die Injektion des Blattes verschwindet. Haberlandt glaubte auf Grund der Beobachtung bei *Conocephalus* ein »neues Organ« annehmen zu müssen. Diese Behauptung erscheint mir unberechtigt und auch höchst gezwungen, denn wir finden im Pflanzenreich analoge Fälle, wo aus Wundgeweben Wassertropfen ausgeschieden werden, und meiner Meinung nach bleibt die Wahl höchstens zwischen Intumeszenzen oder Kallusbildungen (siehe oben), an welche Gebilde diese Wucherungen lebhaft erinnern und mit denen sie genetisch auch zusammenhängen (vgl. 7, 8). Die Wasserausscheidung dieser Wucherungen dürfte sich auf diese Weise erklären, daß die Intumeszenzzellen aus ihrem vorhergehenden »Ruhestadium« zu einem beträchtlichen Wachstum angeregt wurden, also eine neue Lebensenergie entfalten und in diesem Stadium Wasser ausscheiden können, analog wie es Molisch (12) für das Kallusgewebe bei vielen Pflanzen gezeigt hat, wo diese erhöhte Aktivität Hand in Hand mit einer starken Steigerung des Turgors der Zellen geht, so »daß aus denselben oft unter einem geradezu ganz kolossalem Drucke bis etwa 9 Atmosphären Wasser ausgepreßt wird«. Fassen wir obige Wucherungen direkt als Kallusbildungen auf, dann ist der Fall mit den von Molisch beschriebenen vollkommen vergleichbar.

---

[1] Nach Bestreichen des Stengels von *Myriocarpa* mit (Maschinen-) Öl treten aus den Lenticellen und Spaltöffnungen des Stengels intumeszenzenähnliche Wucherungen auf (vgl. 22).

2. Die übrigen Pflanzen.

Die normale Wasserausscheidung findet bei den meisten übrigen von mir untersuchten Pflanzen in derselben Weise wie bei *Myriocarpa* statt. Gewisse Unterschiede und Besonderheiten mögen an dieser Stelle zum Ausdruck gebracht werden. Hervorgehoben mag sein, daß die Wasserausscheidung bei *Boehmeria biloba* (vgl. 12), *Parietaria* und *Laportea* sehr ausgiebig war. Was die letztgenannte Pflanze anbelangt, so ist es interessant zu erwähnen, daß ein altes, schlecht gepflegtes Exemplar in die feuchte Kammer gebracht, alle Blätter abgeworfen hat, ohne Wasser ausgeschieden zu haben; dann sproßten aber neue Blätter vom Stamme aus und ließen an der Ausgiebigkeit der Guttation gar nichts zu wünschen übrig. *Urtica cannabina* zeigte eine spärliche Ausscheidung; es ist wohl möglich, daß die Ursache dessen darin zu suchen ist, daß ich ein sehr stark entwickeltes Exemplar in einem verhältnismäßig kleinen Topf, wo die Wurzeln sich nicht ausbreiten konnten, beobachtet habe.

Eine sehr spärliche Ausscheidung fand bei *Pilea* statt. Man konnte nur eine schwache Benetzung der Unterseite sehen, niemals deutlich hängende Tropfen.

Eine besondere Erwähnung verdient die Wasserausscheidung bei *Urtica urens* und *dioica*.

Da aus der Schilderung von Volkens[1] (21) über die Hydathoden bei *Urtica urens* und *dioica* nicht klar hervorgeht, ob der genannte Autor die Wasserausscheidung bei den in Rede stehenden Pflanzen wirklich beobachtet hat oder nur aus dem anatomischen Bau auf eine solche schließt, muß ich bemerken, daß ich bei beiden Pflanzen Wasserausscheidung in der feuchten Glaskammer konstatieren konnte. Ich führe dies speziell deswegen an, weil Möbius (10), dem es nicht geglückt ist, bei *Ficus neriifolia* die Wasserausscheidung trotz Vorhandensein von bekannten Epithemhydathoden nachzuweisen, auch die beiden *Urtica*-Arten, bei denen nach seiner

[1] Er schreibt: Die hellen Punkte »stellen Orte für Wasserausscheidung dar. Den Beweis für letzteres liefert der anatomische Bau des Blattes an jenen Punkten«.

Meinung Volkens nur die Hydathoden, aber keine Ausscheidung beobachtet hat, als Ausnahmen betrachtet und geneigt ist, den Hydathoden bei den genannten Pflanzen eine andere unbekannte Funktion zuzuschreiben.

Pathologische Wucherungen habe ich außer bei *Myriocarpa* bei keiner anderen Pflanze beobachtet. Die bepinselten Hydathoden der untersuchten *Boehmeria*, *Parietaria* und *Urtica dioica* scheiden kein Wasser aus; in allen Fällen traten dafür auf der Unterseite der Blätter Tropfen aus den gewöhnlichen Luftspalten heraus.

Anhang.

Cannabis sativa L.

Sehr bald nach dem Einstellen der Pflanze in eine feuchte Kammer erscheinen Tropfen an den Zähnen der Blätter.

Die anatomischen Verhältnisse sind von den oben beschriebenen vollkommen abweichend. Kein Epithemgewebe ist vorhanden. Über den Enden der Nerven an den Blattzähnen befinden sich (2) je zwei oder drei Stomata groß und eingesenkt, von den übrigen kleineren Spalten der Oberseite verschieden. Eine große »Wasserhöhle« ist vorhanden, an welche Gefäße grenzen.

Zusammenfassung.

1. Mehrere Arten von Urticaceen sind dadurch ausgezeichnet, daß sie auf der ganzen Oberseite der Blätter durch Hydathoden Wasser in Form von Tropfen ausscheiden. Es wurde dies bei folgenden Pflanzen untersucht: *Myriocarpa* sp., *Splitgerbera biloba*, *Parietaria officinalis*, *Urtica cannabina*, *dioica* und *urens*, *Laportea gigas*, *Pilea Spruceana* und *Cecropia peltata*.

Die genannten Pflanzen sind wie die ganze Familie der Urticaceen physiologisch durch einen sehr starken Wurzeldruck ausgezeichnet, der sich bei Hemmung der Transpiration durch Tropfenausscheidung auf der ganzen Blattoberseite kund tut; ausgenommen davon ist *Pilea Spruceana*, bei der die Wasserausscheidung spärlich auf der Unterseite des Blattes erfolgt.

2. Die Arbeit beschäftigt sich eingehend mit dem Bau und der Funktion dieser sehr vollkommen ausgebildeten Epithemhydathoden. Hier soll nur hervorgehoben sein, daß die Wasserausscheidung als ein einfacher Filtrationsvorgang zu betrachten ist.

3. Durch die in dem Blatte durchgeführte Trennung der zur Wasserleitung und zur Luftleitung bestimmten Interzellularen ist u. a. ermöglicht, daß die Transpiration neben dem durch die Hydathoden gepreßten Wasserstrom in einem relativ feuchten Raume noch bestehen kann.

Der Verfasser stellt sich vor, daß die winzigen Interzellularen des Epithemkörpers das zugeleitete Wasser zunächst kapillar festhalten und daß dann die Epithemzellen dem Wasser gewisse Substanzen osmotisch entziehen und zum Nutzen des Blattes weiter befördern.

4. Häufig findet man auf der ganzen Oberfläche der Blätter von *Myriocarpa* sp. und *Boehmeria biloba* zahlreiche weiße Schüppchen von teilweise mineralischer Substanz, die als Residua der Wasserausscheidung aufzufassen sind. Sie bestehen zum Teil aus einem Carbonat. Das ausgeschiedene Wasser reagiert alkalisch.

5. Bepinselt man die Oberseite der Blätter von *Myriocarpa*, *Boehmeria*, *Parietaria*, *Urtica dioica* mit 0·1 prozentigem Sublimat-Alkohol, so hören die Hydathoden auf, Wasser auszuscheiden und nachher sieht man, wie die gewöhnlichen Luftspalten der Unterseite Wasser auszuscheiden beginnen.

6. Bei *Myriocarpa* kann man überdies nach längerer Zeit Wucherungen auf dem Blatt erblicken, die entweder Intumeszenzen oder Kallusbildungen sein mögen. Ob so oder so gedeutet, die Wasserausscheidung, die man jetzt bemerkt, kann auf das lebenskräftige Wuchergewebe zurückgeführt werden, wie dies in analogen Fällen bei den Untersuchungen von Molisch (12) über den lokalen Blutungsdruck beobachtet worden ist. Von »Ersatzhydathoden« oder sogar von »neuen Organen« zu sprechen, im Sinne von Haberlandt, erscheint nicht berechtigt.

Meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Molisch, möchte ich an dieser Stelle für seine dauernde Anregung und für viele Ratschläge bei der Ausführung der Arbeit meinen ergebensten Dank aussprechen.

Auch Herrn Prof. Dr. K. Linsbauer und Herrn Assistenten Dr. O. Richter bin ich für ihre Liebenswürdigkeit und für das Interesse an meiner Arbeit zu Dank verpflichtet.

Literatur.

1. A. de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877, p. 56, 57, 392.
2. G. Briosi e F. Tognini, Intorno alla Anatomia della Canapa. Parte II. Atti d'Ist. bot. dell. Univ. di Pavia, II. Ser., Vol. IV, 1897, p. 198.
3. A. Gravis, Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'Urtica dioica L. Bruxelles, 1885, p. 141.
4. G. Haberlandt, Anat.-physiol. Untersuchungen über das trop. Laubblatt. II. Über wassersecernierende und absorbierende Organe. I. Abh. Diese Sitzungsber., Bd. 103, Abt. I, 1894, p. 532.
5. — Dasselbe. II. Abh., Bd. 104, Abt. I, 1895, p. 58 ff.
6. Fr. G. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in den Pflanzen. Marburg, 1889, p. 101.
7. E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena, 1903, p. 74 ff.
8. — Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumeszenzen. Flora, 1906, Bd. 96, Heft 2, p. 535.
9. — Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie in Progressus rei bot. Bd. 2, 1908, p. 461 und 529.
10. M. Möbius, Beitrag zur Anatomie der *Ficus*-Blätter. Ber. der Senckenberg. naturforschenden Ges. in Frankfurt am Main, 1897, p. 117 bis 138.

11. H. Molisch, Über das Bluten tropischer Holzgewächse im Zustande völliger Belaubung. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg. Suppl. II, 1898, p. 23 bis 32.
12. — Über lokalen Blutungsdruck und seine Ursachen. Bot. Ztg., 1902, Heft III, p. 61.
13. H. Molisch, Das Hervorspringen von Wassertropfen aus der Blattspitze von *Colocasia nymphaefolia* (Kth.) *(Caladium nymphaefolia hort.)*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1903, Bd. XXI, Heft 7, p. 383 ff.
14. A. Nestler, Kritische Untersuchungen über die sogenannten Wasserspalten. Nova Acta der kais. Leop.-Carol. deutsch. Akad. d. Naturf., Bd. 64, Nr. 3, 1894, p. 163.
15. — Zur Kenntnis der Wasserausscheidung an den Blättern von *Phaseolus multiflorus* Willd. und *Boehmeria*. Diese Sitzungsber., Bd. 108, 1899, Abt. I, p. 706.
16. O. Renner, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Artocarpeen und Conocephalen, insbesondere der Gattung *Ficus*. Engler's Bot. Jahrb. für syst. Bot., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr., 1907, Bd. 39, p. 328, 416.
17. H. v. Schrenk, Intumescences formed as a result of chemical stimulation. Sixteenth annual Report of the Missouri Bot. Garden. 1905, Issued May 31.
18. P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 2. Aufl., Bd. 1, 1886, p. 222 u. a.
19. H. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899, p. 872 und 916. Ergänzungsband 1908, p. 297, 303 und 328.
20. G. Volkens, Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jahrb. des königl. bot. Gart. und des Museums zu Berlin, 1883, Bd. II, p. 205.
21. H. A. Weddell, Monographie de la famille des Urticées, 1856, p. 485.
22. P. Wiśniewski: Über Induktion von Lentizellenwucherungen bei Ficus. Bull. de l'Acad. des sciences de Cracovie. Math.-nat. Cl. Sér. B. Mai 1910, p. 359—365.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Bezeichnungen: h = Hydathode; tr = Borstentrichom dr = Drüsenhaar; z = Cystolith; s = Wasserspalten; l = Luftspalten.

I. Hydathoden.

1. Myriocarpa sp.

Fig. 1. Blatt von *Myriocarpa* (Lupenbild der Oberseite), vgl. Text p. 685, Vergr. 20.

Fig. 2. Epidermis über der Hydathode, von oben gesehen. dr = Drüsenhaar; man sieht bei höherer Einstellung vier vorgewölbte Zellen, bei tieferer weitere vier, mit diesen alternierend, somit ist das Köpfchen achtzellig (vergl. auch Querschnitt, siehe Text p. 686). Vergr. 250.

Die Konturen sämtlicher Nebenzellen der Wasserspalten sind nur bei s_1 ausgeführt, sonst nicht (siehe Text p. 686).

Fig. 3. Hydathode im Querschnitt; das Eintreten der Gefäßbündel ist deutlich zu sehen (siehe Text p. 687). Vergr. 250.

2. Boehmeria biloba.

Fig. 4. Die Wasserspalteninsel von oben gesehen (p. 690). Vergr. 250.

Fig. 5. Die Wasserspalteninsel im Querschnitt (p. 690). Vergr. 250.

3. Urtica cannabina.

Fig. 6. Umriß des Blattes (zum Teil Nerven und Hydathoden eingezeichnet). Die unverhältnismäßig großen Punkte sollen annähernd die Stellen bezeichnen, wo die Hydathoden vorkommen. Man sieht je eine an der Spitze eines jeden Lappens und weitere in vier Reihen an den Lappen, auf von etwas stärkeren Nerven umgrenzten Feldern; auch längs der Mittelrippe zieht eine Reihe von Hydathoden (siehe p. 690). Natürl. Größe.

II. Intumeszenzen von Myriocarpa sp.

Fig. 7. Intumeszenz im Stadium, wo sie die Epidermis durchbricht (vier Wochen nach der Bepinselung gezeichnet (siehe Text p. 691), Vergr. 300.

Fig. 8. Hydathode einige Tage nach der »Abtötung«; die Zellen in der Umgebung des Epithemgewebes beginnen zu hypertrophieren, wodurch ein Vorwölben der unteren Epidermis zustande kommt (p. 691, 692).

In späteren Stadien ist das Epithem vollständig verdrängt und verschwindet schließlich ganz. Vergr. 500.

Fig. 9. Kleine, vollkommen ausgebildete Intumeszenz; darunter sieht man eine Luftspalte wesentlich erweitert (siehe Text p. 692 und 700). Vergr. 300.